植 物 分 类 与 资 源 学 报　2015, **37** (5): 522~530
Plant Diversity and Resources　DOI: 10.7677/ynzwyj201514166

白骨壤次生木质部生态解剖学研究*

辛桂亮[1]，郑俊鸣[1]，叶志勇[2]，张万超[1]，邓传远[1**]
（1 福建农林大学园林学院，福建 福州　350002；2 平潭综合实验区森林园林有限公司，福建 平潭　350400）

摘要：测量了深圳红树林鸟类自然保护区 8 个不同白骨壤（*Avicennia marina*）种群采样点土壤的盐分、pH 值和养分，应用生物显微技术和电镜技术观察了白骨壤次生木质部的结构形态，不同样地白骨壤次生木质部均具有：（1）纤维状导管；（2）螺旋雕纹和附物；（3）薄壁细胞含淀粉粒；（4）内含韧皮部。依据结构-功能解剖学的研究结果，这些特化结构均有利于提高白骨壤在“生理干旱”生境下栓塞修复能力，增进水分输导的安全性。对白骨壤次生木质部数量特征和土壤理化因子作逐步回归分析，结果表明：随土壤盐度和土壤有机质含量增大，在遭受“生理干旱”越来越严重的情况下，白骨壤能形成更高的复孔率，相邻两导管接触壁平均厚度增加，这可能是适应异质生境的结果。

关键词：白骨壤；次生木质部；土壤理化因子；生态解剖
中图分类号：Q 944　**文献标志码**：A　**文章编号**：2095-0845(2015)05-522-09

Ecological Wood Anatomy of *Avicennia marina*

XIN Gui-liang[1], ZHENG Jun-ming[1], YE Zhi-yong[2],
ZHANG Wan-chao[1], DENG Chuan-yuan[1**]
(1 *College of Landscape architecture, Fujian Agriculture and Forestry University*, Fuzhou 350002, China;
2 *Pingtan Comprehensive Experimental Area of Forest Landscape Co., Ltd*, Pingtan, Fujian 350400, China)

Abstract: The soil physicochemical indexes including edaphic pH values, edaphic salinity and soil nutrient indexes were determined in 8 *Avicennia marina* populations located in national nature reserve of Shenzhen of Guangzhou Province. The morphological characters in secondary xylem of *A. marina* populations corresponding to soil sampling which represented different habitats were surveyed by means of light microscopy and electronic microscopy. Some common specialized wood structures in *A. marina* growing in different habitais can be observed which suggest they function as safely conducting water under high negative pressure and are thus adaptive to intertidal habitats. These characteristics include the occurrence of: (1) some fibriform vessel elements; (2) vessel vestures and helical structures on vessel walls; (3) parenchyma cells contain lots of starch grains; (4) included phloem. Soil organic matter and soil total salt have significant effect on quantitative wood anatomical features by the stepwise regression analysis. With the increase of soil salinity and soil organic matter content which suggest occurrence of more and more serious “physiological drought”, *A. marina* is characterized by a higher porosity. and double thickness of vessel wall making contact with an adjacent vessel. The trends inferred that variations in the quantitative wood anatomical features of *A. marina* growing at different sites are adaptive to heterogenous habitats in the intertidal areas.

Key words: *Avicennia marina*; Secondary xylem; Soil physicochemical factors; Ecological anatomy

植物茎干、枝条根据环境差异具表型可塑性，通过改变其次生木质部形态结构或内部生理变化做出相应的反应。前人关于环境因子时空变化与木材结构关系的生态解剖学研究较多，Car-

* 基金项目：福建省教育厅项目（JB09295，JB11041）；海洋公益性行业科研专项经费项目（201505009-4）
** 通讯作者：Author for correspondence; E-mail: dengchuanyuan@163.com
收稿日期：2014-12-15，2015-06-10 接受发表
作者简介：辛桂亮（1988-）男，硕士研究生，研究方向为园林植物。E-mail: 541974059@qq.com

lquist（2001）的专著“Comparative wood anatomy”有较全面的总结，国内外近 10 年的研究主要集中在次生演替群落建群种木材结构的变动与生态因子的关系（史刚荣等，2006a，b），木材结构随纬度变化的变动关系（Liu 和 Noshiro，2003）及旱生植物的木材结构特征（Stevenson 和 Mauseth，2004）。对于在河口生境的红树植物，同种植物构成的种群其土壤状况经常形成梯度，而大气候条件差别不大（邓传远，2001），关于白骨壤（*Avicennia marina*）次生木质部结构变动与土壤状况的相互关系未见报道。本文通过形态解剖学观察和实验，探讨白骨壤次生木质部显微结构的数量特征与土壤理化因子的动态变化规律以及其结构——功能的适应意义。

1 材料与方法

1.1 材料

研究材料白骨壤（*Avicennia marina*（Forssk.）Vierh.），2012 年 6 月取自深圳湾东北岸深圳河口，红树林鸟类自然保护区（114°01′E，22°53′N）。白骨壤自然分布多在滩面外缘，低潮带为主，有些也可分布到高潮带，在大潮时几乎全部被淹没或仅露出树冠。种群的外貌呈灰绿色，与桐花树、秋茄等组成的混生群落则呈黄绿色为底的灰绿色斑点的林相。

沿滨海大道和广深高速方向取样，顺着这两条河流，分别取自有 8 个不连续带状分布的种群，每一种群取 3 株相距较近的植株的成熟茎干，其种群发育时间约相同，截取均具 8 个生长轮的茎段成熟茎干，共计 24 株（图 1）。用砂纸磨光茎干的横断面，FAA 固定。实验材料均取自较为一致的潮位，以减少水淹时间和频次对次生木质部数量特征的影响（Jansonnius，1950）。土壤理化因子的测定于 2010-2012 年进行，每一季度采集一次土壤样品，在采样植物四周采集 4 个 20～40 cm 土层的土壤样品混合，因为该区段土层土样能较好代表红树林土壤理化因子的时空变动（Sun 和 Lin，1997）。采集后装入塑料袋，带回实验室，自然风干、研细、拣去根系，过 18 号筛，贮存供各种分析用。土壤理化指标按照相关标准方法（鲁如坤，1999；刘光崧，1996）进行土壤有机质（$K_2Cr_2O_7$容量法），全盐量（电导法），土壤 pH（电位法），土壤 Na^+含量（原子吸收分光光度法）和 Cl^-（电位滴定测定方法）的测定。

1.2 材料处理及试验方法

按照 Berlyn 和 Miksche（1976）提出的实验方法进行制片。制片材料取自离形成层约 1 cm 的木材，是形成反

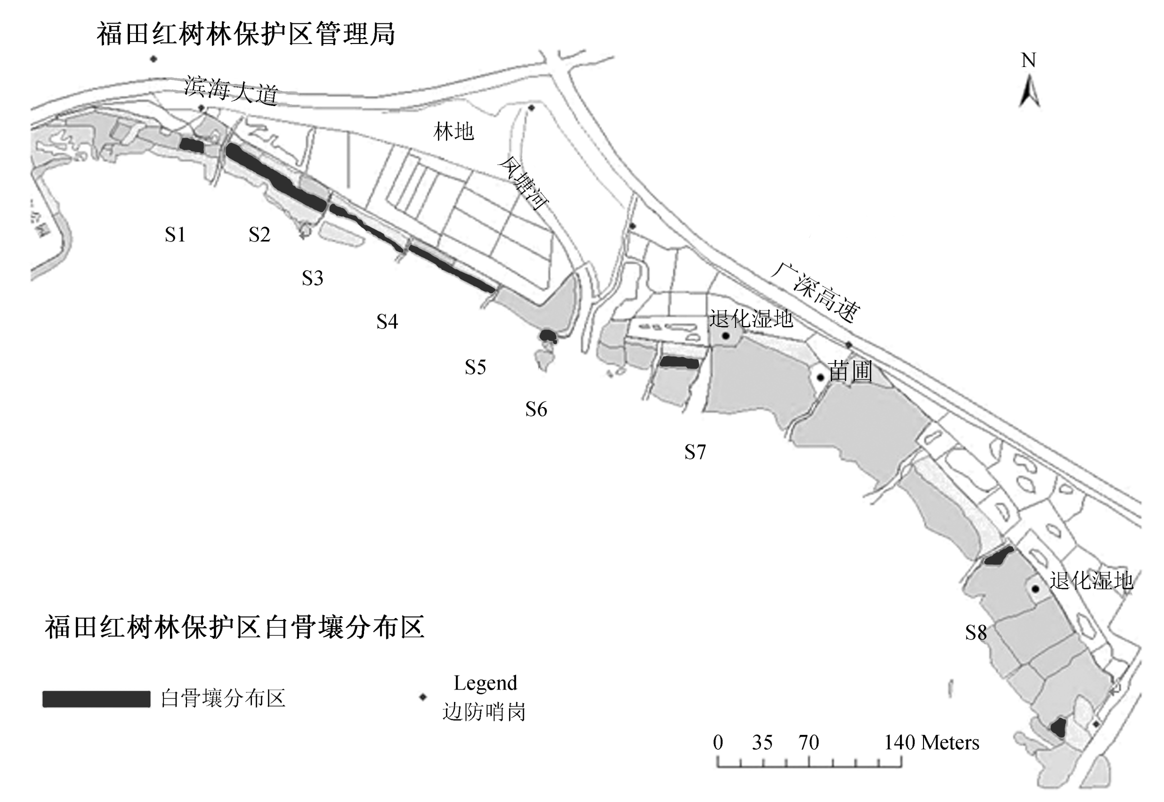


图 1 福田红树林自然保护区白骨壤分布区

Fig. 1 *A. marina* populations located in national nature reserve of Shenzhen of Guangdong Province

应木的木材，不受潮水冲击的一面木材作为制片的材料。材料软化后用滑走切片机切取横、径、弦三向切片，制成永久装片。另取一部分木材用冰醋酸-过氧化氢离析液离析后，制成永久装片。永久装片在光学显微镜（Olympus，BHS型）及激光共聚焦显微镜（Laser Scanning Confocal Microscope，LSCM，MRC-1024ES）下观察次生木质部形态特征并拍照，同时应用OPTPro图像处理软件测定次生木质部数量特征指标24项。其中，导管频率、单孔率、输导面积等每项指标测量30组数据，其余21项指标测量200组以上的数据后计算平均值和标准差。

另取材料软化后用滑走切片机切取横、径、弦三向切片，直接用酒精系列脱水，自然干燥后喷金，在扫描电镜（日立公司，S520型）下观察各样地次生木质部形态特征并拍照。

1.3 数据计算及统计分析

本文所用术语及各数量特征的描述和计算依据文献（IAWA Committee，1989；Carlquist，2001）提出的标准和计算方法。次生木质部的可塑性指数（Plasticity index，PI）参考计算公式：$PI=1-x/X$，其中x为最小平均值，X为最大平均值（Ashton等，1998）。应用SPSS for windows 19.0软件进行逐步回归分析，揭示土壤理化因子与次生木质部数量特征的关系。表1示白骨壤8个样地的5个土壤指标的平均值和标准差。

2 结果和分析

2.1 白骨壤次生木质部的形态结构

8个样地白骨壤次生木质部的形态解剖特征较为一致，应用光学显微镜、激光共聚焦显微镜、扫描电镜观察结果如下：

（1）次生木质部结构异常，具内含韧皮部，散孔材，生长轮可观察到，导管在横切面上由单管孔和管孔群构成（包括复管孔和管孔团）（图版Ⅰ：A），常见侵填体（图版Ⅰ：A，B）。短径列复管孔、倾斜复管孔和管孔团是横切面上常见的管孔群类型，横切面材料和离析材料综合观察表明，长径列复管孔和管孔团具宽、窄导管（图版Ⅰ：A，B）；（2）离析的材料表明有些导管分子端壁较倾斜，尾尖较长（图版Ⅰ：C），有些管状导管分子端壁平，尾尖不明显（图版Ⅰ：D）；（3）切片纵剖面的扫描电镜观察表明，导管外壁呈不均匀加厚（图版Ⅰ：E），内壁也具不均匀增厚（图版Ⅰ：F），导管内壁不均匀增厚包括纹孔口沟、纹孔口连接沟（图版Ⅰ：G，H）和螺旋增厚（图版Ⅰ：I）等螺旋雕纹微观结构，导管内壁具絮状连接的附物（图版Ⅰ：J，K），点状或棒状附物（图版Ⅰ：L），内纹孔口可观察到丝状附物，形成附物纹孔（图版Ⅰ：J），纹孔口沟和纹孔口可观察到丝状附物（图版Ⅰ：H）；（4）大部分纹孔膜致密没有细小的孔洞（图版Ⅰ：M），管间纹孔互列式（近对列式）（图版Ⅰ：N），纹孔室浅，室壁具点状附物（图版Ⅰ：N，O），外纹孔口具唇状突起（图版Ⅰ：N，O）或点状附物（图版Ⅰ：P），因此，纹孔室和外纹孔口形成附物纹孔的结构；（5）轴向薄壁组织为稀疏傍管薄壁组织，具淀粉粒（图版Ⅰ：Q），射线薄壁细胞具晶体（图版Ⅰ：R），淀粉粒（图版Ⅰ：Q）和一些絮状附物（图版Ⅰ：R），极少见射线穿孔细胞（图版Ⅰ：S）；（6）韧性纤维具单纹孔，偶尔纤维内壁可见丝状附物（图版Ⅰ：T）。

2.2 不同样地白骨壤次生木质部数量特征及其与土壤理化因子的关系

表2为不同样地白骨壤次生木质部16个数量解剖特征，不同样地次生木质部数量解剖特征

表1 白骨壤8个样地的土壤理化因子含量（$\bar{X}\pm SD$）

Table 1 Means of soil physical and chemical factors of 8 sampling sites in *Avicennia marina* forests（$\bar{X}\pm SD$）

样地 Samples sites	氯离子 Cl^- /g·kg^{-1}	全盐量 Salt content /g·kg^{-1}	酸碱度 pH	Na^+ /g·kg^{-1}	有机质 Soil organic matter /g·kg^{-1}
S1	5.73±3.12	9.14±2.48	4.75±0.26	3.23±0.87	5.43±0.91
S2	11.91±5.62	24.55±10.63	3.83±0.21	6.87±1.84	1.36±0.53
S3	12.74±5.33	20.86±9.15	4.92±0.37	7.08±2.03	1.49±0.47
S4	8.86±2.95	15.72±6.47	6.10±0.38	5.88±1.42	0.77±0.35
S5	17.28±7.64	20.43±8.27	5.77±0.24	4.04±0.85	2.47±0.64
S6	6.48±1.95	15.85±5.44	5.34±0.28	4.74±0.91	5.97±1.27
S7	3.47±1.24	5.79±2.24	3.54±0.19	4.68±0.81	0.59±0.30
S8	9.34±3.27	12.95±6.07	6.71±0.25	5.21±1.03	1.26±0.67

表 2　不同样地白骨壤导管（管孔）数量特征（平均值 $\overline{X} \pm SD$ 标准差）

Table 2　Average values standard deviation of quantitative wood anatomical features of vessel element and pores in *Avicennia marina* in different sampling sites（$\overline{X} \pm SD$）

Simple sites	PD	VCS	SPR	VAx^{-1}	VWT	VEL	RD	TD	PA	PC	CA	Tw	TD50	RD50	PA50	$TwDv^{-1}$
S1	51.25 ±3.88	2.07 ±0.14	0.30 ±0.04	3.52 ±0.23	5.54 ±0.46	162.25 ±15.97	61.84 ±7.58	56.27 ±4.92	2951.36 ±104.61	203.10 ±4.78	49777.57 ±7073.41	8.56 ±0.67	80.40 ±6.34	92.48 ±8.90	4838.47 ±207.03	0.10 ±0.00
S2	168.53 ±13.60	1.76 ±0.30	0.34 ±0.12	3.65 ±0.11	4.90 ±1.38	212.37 ±15.33	68.41 ±1.36	62.13 ±0.18	3441.47 ±19.74	213.14 ±7.84	50719.05 ±2439.22	7.36 ±1.00	88.79 ±12.90	101.28 ±2.44	5527.65 ±154.75	0.08 ±0.02
S3	50.94 ±9.76	1.70 ±0.07	0.36 ±0.18	3.69 ±0.51	2.91 ±0.56	184.24 ±7.29	54.13 ±6.65	53.50 ±8.01	2564.72 ±89.60	184.48 ±24.67	40676.92 ±2857.39	4.96 ±0.24	72.96 ±6.29	83.65 ±5.68	4368.67 ±707.68	0.05 ±0.01
S4	51.55 ±1.21	1.63 ±0.07	0.40 ±0.01	0.59 ±0.57	3.09 ±1.35	176.68 ±19.46	54.39 ±4.44	50.38 ±4.20	2466.57 ±437.75	182.46 ±21.18	44940.31 ±8523.56	6.66 ±0.35	64.82 ±2.19	73.62 ±0.85	3401.36 ±96.87	0.06 ±0.04
S5	279.18 ±42.01	1.63 ±0.10	0.33 ±0.02	4.13 ±0.10	3.19 ±0.16	211.42 ±33.84	93.85 ±5.40	79.18 ±2.99	2431.88 ±14.45	182.75 ±0.23	29888.92 ±2583.04	7.50 ±0.54	105.01 ±1.30	126.96 ±8.41	3326.45 ±65.83	0.04 ±0.00
S6	195.61 ±12.35	1.68 ±0.26	0.29 ±0.08	3.62 ±0.40	3.72 ±0.03	231.69 ±15.89	93.25 ±2.24	66.73 ±7.14	2069.18 ±212.47	173.68 ±5.11	25686.81 ±2526.02	8.55 ±1.27	91.94 ±7.25	120.56 ±2.76	2773.93 ±283.70	0.06 ±0.00
S7	166.51 ±14.64	1.15 ±0.58	0.51 ±0.22	2.96 ±1.04	2.49 ±0.92	230.78 ±85.87	76.04 ±20.36	67.59 ±17.71	2277.06 ±920.23	182.27 ±28.42	24189.66 ±8102.40	5.33 ±2.10	93.14 ±9.99	104.37 ±11.28	3526.47 ±919.35	0.04 ±0.01
S8	215.14 ±20.24	1.55 ±0.93	0.35 ±0.28	4.12 ±4.60	4.00 ±1.00	244.89 ±97.17	108.83 ±19.01	88.84 ±15.12	3469.75 ±656.78	219.76 ±19.13	40501.78 ±8787.23	6.91 ±2.43	115.21 ±5.95	144.89 ±10.35	4412.08 ±468.24	0.04 ±0.01
PI	0.82	0.44	0.41	0.28	0.55	0.34	0.50	0.43	0.40	0.21	0.52	0.42	0.44	0.42	0.50	0.60

PD：管孔密度（pore density）；VCS：导管聚合度（vessel cluster size）；SPR：单孔率（solitary pore ratio）；VAx^{-1}：导管频率（vessel frequency）；VWT：导管壁厚（vessel wall thickness）；VEL：导管分子长度（vessel element length）；RD：管孔径向直径（radial pore diameter）；TD：管孔弦向直径（tangential pore diameter）；PA：管孔平均面积（pore area）；PC：管孔平均周长（pore circumference）；CA：输导面积（conductive area）；ESC：估定有效输导率（estimated specific conductance）；CA：输导面积（conductive area）；Tw：相邻两导管接触部分的平均厚度（double thickness of vessel wall making contact with an adjacent vessel）；TD50：管孔弦向直径（tangential diameter of the 50 largest pores）；RD50：管孔径向直径（radial diameter of the 50 largest pores）；PA50：50 个最大管孔平均面积（average pore area of the 50 largest pores）；$TwDv^{-1}$：管壁厚度与导管内径的比率（thickness-to-span ratio of vessels）

均表现出一定的可塑性，PD 的可塑性最大，PI 值为 0.82，$TwDv^{-1}$次之，PI 值为 0.60，PC 的可塑性最小，PI 值为 0.21。表 3 所示，8 个样地白骨壤射线和纤维分子数量木材解剖特征，测量 9 项形态类型的平均值反映次生木质部纤维、射线等数量特征的总体变动情况，其数量解剖特征均表现出一定的可塑性，RH 的可塑性最大，PI 值为 0.81，RW 次之，PI 值为 0.77，ARR 的可塑性最小，PI 值为 0.23。对导管（管孔）数量特征和土壤理化因子进行多元回归方程分析（表 4），表明随着土壤有机质、土壤全盐量的提高，单孔率有下降的趋势，随着土壤有机质的升高，相邻两导管接触壁平均厚度逐渐增厚。

3 讨论

3.1 白骨壤木材结构的特化对潮间带生境的适应

生态环境对植物的长期作用，影响植物形态结构的建成（王勋陵和王静，1989）。本研究结果表明，不同样地白骨壤次生木质部具有一些共同的形态特征：（1）不同样地的植物都存在纤维状导管，且纤维状导管与导管相伴随，形成短径列复管孔、倾斜复管孔和管孔团，使白骨壤具宽、窄导管并存的特点（图版Ⅰ：A）。Tyree 和 Zimmermann（2002）认为：宽窄导管并存可以同时兼顾水分输导的安全性和有效性。宽导管水分输导效率高，不抗负压，易形成栓塞，纤维状导管抗负压，不易产生空穴而形成栓塞，当宽导管形成栓塞时，纤维状导管提供一个旁道使水分向上运输的功能不至于丧失；（2）导管内壁的螺旋雕纹有利于水分输导的安全性。Carlquist（2001）和 Kohonen 和 Helland（2009）认为：螺旋雕纹能增进水分的聚合力，防止栓塞，不同样地的白骨壤都具有较显著的螺旋雕纹，可能是保证水分输导安全性的结构；（3）依据气穴假说，木质部导管分子栓塞脆弱性直接与具缘纹孔结构和功能有关（Wheeler 等，2005；Schmitz 等，2007）。一般认为具缘纹孔中附物纹孔的结构能增进水分输导的安全性，防止气穴现象而导致的栓塞（Carlquist，2001；Jansen 等，2003，2004）。Choat 等（2004）的实验证实了管孔间附物纹孔的功能，附物纹孔在红树植物不同类群有分布，如海桑属（*Sonneratia*）（Deng 等，2004a），榄李属

表 3 不同样地白骨壤射线和纤维分子数量木材解剖特征（平均值 $\overline{X} \pm SD$ 标准差）

Table 3 Average values standard deviation of quantitative wood anatomical features of the ray and fiber of *Avicennia marina* in different sampling sites ($\overline{X} \pm SD$)

Simple sites	RH	RW	ARA	ARC	ARR	FL	FWT	FLW	RF
S1	280.05 ± 32.56	22.49 ± 2.75	750.85 ± 75.36	216.19 ± 7.25	72386.00 ± 4996.10	1551.67 ± 43.40	3.75 ± 0.66	7.38 ± 1.17	16.57 ± 3.48
S2	330.64 ± 65.53	25.32 ± 1.31	1011.34 ± 160.55	250.30 ± 18.49	93514.11 ± 4660.17	1758.53 ± 192.81	3.08 ± 0.33	6.96 ± 1.36	17.62 ± 3.31
S3	216.55 ± 44.53	30.34 ± 5.17	680.71 ± 37.70	166.86 ± 49.17	89412.93 ± 8002.86	1804.13 ± 87.69	2.59 ± 0.09	6.48 ± 0.51	14.85 ± 5.27
S4	326.41 ± 77.12	30.65 ± 3.88	8348.70 ± 565.21	730.07 ± 56.79	121681.98 ± 2221.67	2139.08 ± 244.86	2.49 ± 0.53	8.10 ± 1.85	9.65 ± 0.88
S5	83.90 ± 10.37	8.11 ± 0.52	766.53 ± 5.54	208.73 ± 14.49	93957.37 ± 4792.07	1691.76 ± 252.50	1.92 ± 0.17	6.11 ± 0.76	10.24 ± 1.59
S6	79.55 ± 4.37	7.04 ± 0.62	550.28 ± 139.29	182.52 ± 22.16	81114.21 ± 9896.83	1180.99 ± 61.30	1.90 ± 0.03	6.02 ± 0.36	8.06 ± 0.85
S7	63.41 ± 9.33	9.92 ± 0.64	775.24 ± 23.97	193.99 ± 1.53	90171.87 ± 8282.74	1419.29 ± 92.08	1.92 ± 0.04	6.12 ± 1.66	4.90 ± 1.29
S8	78.22 ± 11.45	7.47 ± 0.43	596.51 ± 57.01	192.66 ± 15.08	72552.31 ± 4980.92	1300.16 ± 56.11	2.29 ± 0.21	5.95 ± 0.81	7.47 ± 1.28
PI	0.81	0.77	0.46	0.77	0.23	0.35	0.38	0.19	0.70

RH：木射线高度（height of wood ray）；RW：木射线宽度（the width of wood ray）；ARA：木射线平均面积（Wood ray average area）；ARC：射线平均周长（Wood ray average circumference）；ARR：射线面积比率（aggregate ray area ratio）；FL：纤维长度（fibre length）；FWT：纤维壁厚（fibre wall thickness）；FLW：纤维腔径宽（fiber lumen width）；RF：射线频率（ray frequency）；PI 可塑性指数（Plasticity index）

表 4　白骨壤土壤理化因子变量与导管（管孔）数量特征均值的回归分析

Table 4　Relationship between variables in soil and mean quantitative vessel (Pore) features of *A. marina* by regression analysis

解剖性状 Anatomical characters	生态因子 Ecological factors	回归方程 Regression equation	调整后决定系数 Adjusted R Square (R^2)
单孔率 SPR (solitary pore ratio)	土壤有机质 土壤全盐量	$Y_{SPR}=-0.026X_{SOM}-0.006X_{TSC}+0.520$	0.748*
相邻两导管接触部分的平均厚度 Tw (double thickness of vessel wall making contact with an adjacent vessel)	土壤有机质	$Y=0.498X_{SOM}+5.776$	0.564*

有机质（SOM）：soil organic matter；全盐量（TSC）：total salt content；*：$0.01<P<0.05$ 表示显著

(*Lumnitzera*)（Deng 等，2004a）和红树族（Rhizophoreae）（Deng 等，2015），这种同一生境下不同分类群都有附物纹孔的分布倾向于支持附物纹孔在高盐生境下具功能适应意义。Schmitz 等（2007）第一次观察到白骨壤具附物纹孔，观察到外纹孔口中具呈唇状附物，但我们的观察进一步表明，不同样地白骨壤纹孔室都具颗粒状附物，导管内壁具多种类型附物，有时在导管内内壁纹孔口附近延伸到横向壁增厚。Carlquist（2001）和 Kohonen 和 Helland（2009）认为：导管壁的附物能增进水分的聚合力，防止栓塞，但这一假说还缺实验证据。关于白骨壤不同部位不同形态的附物的功能需进一步研究；(4) 白骨壤次生木质部结构异常，具内含韧皮部，白骨壤具内含韧皮部可能是其对盐生“生理干旱”环境的适应结果，内生韧皮部具有贮藏水分功能，在水分胁迫下，对植物生长有利，同时，内生韧皮部具有贮藏光合产物的功能，能快速修复水分胁迫诱发的导管栓塞现象（Carlquist，2007；Schimitz 等，2008）；(5) 薄壁细胞（包括射线细胞和轴向薄壁细胞）内具大量淀粉粒。已有的研究表明木质部薄壁细胞内淀粉粒水解有助于高负压下栓塞导管的修复（Salleo 等，2009；Zwieniecki 和 Holbrook，2009；Nardini 等，2011；Secchi 和 Zwieniecki，2011）。

综上所述，白骨壤长期遭受“生理干旱”胁迫，具有上述明显特化结构。其次，依据 Turner (1979) 对植物耐旱方式的分类，上述的 (1)、(2) 和 (3) 倾向于支持白骨壤为高水势下耐旱型植物，在高负压下能持续吸收水分以延迟脱水的发生，保持高的组织水势，而上述的 (4) 和 (5) 倾向于支持白骨壤为低水势下耐旱型植物，具有效的溶质积累能力，使白骨壤具较强脱水耐性。

3.2　白骨壤次生木质部数量特征的生态学意义

单孔率、导管聚合度等数量特征是高盐生境下协调水分输导安全性和有效性的重要指标（Carlquist，2001）。本研究结果表明单孔率与土壤全盐量呈显著的负相关（表 4），这意味着随土壤盐度增大，遭受“生理干旱”越来越严重的情况下，白骨壤能形成更高的复孔率。植物次生木质部如果仅具单导管，只要出现气穴现象，整条输水线路就都被堵塞，而复管孔中由相邻导管共有细胞壁纹孔形成的多条途径对木质部水分输送的安全性很重要（Carlquist，2001；Tyree 和 Zimmermann，2002；Tyree，1994）。以往的研究表明生长在高盐生境下的红树植物比中生生境的植物具有较高的复孔率（Deng 等，2004a，b），本研究进一步揭示随土壤盐度增大，遭受“生理干旱”越来越严重的情况下，白骨壤能形成更高的复孔率，这种次生木质部数量特征的变动，可能是白骨壤适应越来越高盐度生境的结构之一。本研究表明，单孔率与土壤有机质呈显著的负相关，土壤有机质将为维管形成层的分化提供必需的有机养料如 C 源、N 源和 P 源等养分元素（邓传远，2001），完整的机理和适应机制还需进一步研究。植物生理学的研究结果预测出气体栓塞引起导管输水率的丧失与导管密度的大小成线性负相关（Tyree，1994）。以往的研究表明红茄苳在盐度逐渐增高的生境中，导管密度有增大的趋势（Schimitz 等，2007），本研究没有发现盐度的变动和导管密度有显著的相关性，而桐花树随土壤盐度升高，导管密度呈下降趋势（Sun 和 Lin，1997）。可能不同物种在一定盐度变动范围内，导管数量特征变动适应环境的结构机制不同。

由表4可知，白骨壤相邻两导管接触部分的平均厚度与土壤有机质呈显著的正相关（R^2 = 0.564），即随着土壤有机质含量的增高，导管壁增厚。导管壁、纤维壁具次生加厚，能够增强导管壁的机械强度，这种特性可能是红树植物对潮汐和风浪的适应（邓传远等，2000）。同时，已有研究支持导管壁增厚与干旱适应具关联性（Carlquist，1966，1975），一般理解为，耐干旱植物的管壁增厚能增强管壁强度，更抗木质部负压。此外，能够通过降低导管壁上的剪切力来减小流动阻力，管壁增厚可能减小水和导管壁接触的角度，使之接近为0，增强导管壁润湿性，能够减少栓塞形成或在栓塞修复过程中起作用（Kohonen 和 Helland，2009）。因此，在土壤盐度增大的情况下，遭受“生理干旱”越来越严重的情况下，土壤有机质含量的提高能促进白骨壤导管维管结构的改变，部分抵消盐度增加引起的不利影响。根据细胞壁的结构和形成的过程，导管壁增厚是胞间层、初生壁和次生壁共同作用的结果。土壤有机质将为维管形成层的分化提供必需的有机养料，当土壤有机质逐渐增高，可提供的养料增高，可能导致管间纹孔膜厚度增加或次生壁的增厚（即可能引起漏斗状的纹孔通道深度的增加）而引起导管壁厚度的增加。根据 Zweypfenning（1978）的假设，纹孔附物能够给拉伸的纹孔膜提供机械支持，而纹孔膜厚度增加，能够增强其膜本身的机械强度，浅的纹孔腔室及内纹孔口唇状结构（图版 Ⅰ：N）又能够给承受巨大张力的纹孔膜提供机械支持（Schmitz 等，2007），防止造成纹孔膜破裂或多孔性，而以上膜结构的增厚和附物等结构功能，能够有效避免气穴现象引起的栓塞危害，可是本研究中没有得到不同样地纹孔膜厚度的变动数据，需要进一步深入研究，导管壁厚的增加是否与导管纹孔膜厚度等初生壁厚度的增加有关。

〔参 考 文 献〕

刘光崧，1996. 土壤理化分析与剖面描述［M］. 北京：中国标准出版社

鲁如坤，1999. 土壤农业化学分析方法［M］. 北京：中国农业科技出版社

Ashton PMS，Olander LP，Berlyn GP *et al.*，1998. Changes in leaf structure in relation to crown position and tree size of *Betula papyrifera* within fire-origin stands of interior［J］. *Journal of Botany*，**76**（7）：1180—1187

Berlyn GP，Miksche JP，1976. *Botanical Microtechnique and Cytochemistry*［M］. Ames：Iowa State University Press

Carlquist S，1966. Wood anatomy of Compositae：a summary，with comments on factors controlling wood formation［J］. *Aliso*，**6**：25—44

Carlquist S，1975. *Ecological Strategies of Xylem Evolution*［M］. Berkely，CA，USA：University of California Press

Carlquist S，2001. *Comparative Wood Anatomy*［M］. 2nd ed. Berlin：Springer Verlag

Carlquist S，2007. Successive cambia revisited：ontogeny，histology，diversity，and functional significance［J］. *Journal of the Torrey Botanical Society*，**134**：301—302

Choat B，Jansen S，Zwieniecki MA *et al.*，2004. Changes in pit membrane porosity due to deflection and stretching：the role of vestured pits［J］. *Journal of Experimental Botany*，**55**：1569—1575

Deng CY（邓传远），Lin QX（林庆贤），Lin P（林鹏）*et al.*，2000. Wood anatomy characteristics of 6 mangrove species of *Sonneratia* and their application［J］. *Journal of Fujian Forestry Sci and Tech*（福建林业科技），1—5

Deng CY（邓传远），2001. Studies on wood anatomy of some mangrove species［D］. Xiamen University（厦门大学），73—85

Deng CY（邓传远），Lin P（林鹏），Guo SZ（郭素枝），2004a. Wood structures of some *Sonneratia* species and their adaptation to intertidal habitats［J］. *Acta Phytoecologica Sinica*（植物生态学报），**28**（3）：392—399

Deng CY（邓传远），Lin P（林鹏），Guo SZ（郭素枝），2004b. Study on wood anatomy of *Lumnitzera* species［J］. *Journal of Xiamen University*（Natural Science）（厦门大学学报：自然科学版），**43**（3）：406—411

Deng CY（邓传远），Xin GL（辛桂亮），Zhang WC（张万超）*et al.*，2015. SEM observations and measurements of vestured pits of the secondary xylem in the tribe Rhizophoreae［J］. *Chinese Bulletin of Botany*（植物学报），**50**（1）：90—99

IAWA Committee，1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification［J］. *The IAWA Bulletin*，**10**：219—332

Jansen S，Baas P，Gasson P *et al.*，2004. Variation in xylem structure from tropics to tundra：Evidence from vestured pits［J］. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*，**101**（23）：8833—8837

Jansen S，Baas P，Gasson P *et al.*，2003. Vestured pits：do they promote safer water transport?［J］. *International Journal of Plant Sciences*，**164**（03）：405—413

Jansonnius HH，1950. The vessel in the wood of Javan mangrove trees［J］. *Blumea*，**6**：465—469

Kohonen MM，Helland A，2009. On the function of wall sculpturing in xylem conduits［J］. *Journal of Bionic Engineering*，**6**：324—

329
Liu J L, Noshiro S, 2003. Lack of latitudinal trends in wood anatomy of *Dodonaea viscosa* (Sapindaceae), a species with a worldwide distribution [J]. *American Journal of Botany*, **90** (4): 532—539
Nardini A, Lo Gullo MA, Salleo S, 2011. Refilling embolized xylem conduits: is it a matter of phloem unloading? [J]. *Plant Science*, **180**: 604—611
Salleo S, Trifilo P, Nardini A *et al.*, 2009. Starch-to-sugar conversion in wood parenchyma of field-growing *Laurus nobilis* plants: a component of the signal pathway for embolism repair? [J]. *Functional Plant Biology*, **36**: 815—825
Schimitz N, Jansen S, Verheyden A *et al.*, 2007. Comparative anatomy of intervessel pits in two mangrove species growing along a natural salinity gradient in GaziBay, Kenya [J]. *Annals of Botany*, **100**: 271—281
Schmitz N, Koch G, Schmitt U *et al.*, 2008. Intervessel pit structure and histochemistry of two mangrove species as revealed by cellular UV microspectrophotometry and electron microscopy: intraspecific variation and functional significance [J]. *Microscopy and Microanalysis*, **14**: 387—397
Secchi F, Zwieniecki MA, 2011. Sensing embolism in xylem vessels: the role of sucrose as a trigger for refilling [J]. *Plant*, *Cell & Environment*, **34**: 514—524
Shi GR (史刚荣), Cheng XL (程雪莲), Liu L (刘蕾) *et al.*, 2006a. Anatomy and water physiology plasticity of *Grewia biloba* var. *parviflora* leaf and secondary xylem [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **17**: 1801—1806
Shi GR (史刚荣), Liu L (刘蕾), 2006b. Secondary xylem anatomic characteristics of dominant plant speciesin three communities in Xiangshan [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **28**: 363—370
Stevenson JF, Mauseth JD, 2004. Effect of environment on vessel characters in cactus wood [J]. *International Journal of Plant Sciences*, **165**: 347—357
Sun Q, Lin P, 1997. Wood structure of *Aegiceras corniculatum* and its ecological adaptations to salinities [J]. *Hydrobiologia*, **352**: 61—66
Turner NC, 1979. *Drought Resistance and Adaptation to Water Deficits in Crop Plant* [M]. New York: John Wiley & Sons
Tyree MT, 1994. Evolution of xylem conduits [J]. *The IAWA Bulletin*, **15**: 335—360
Tyree MT, Zimmermann MH, 2002. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*, 2nd ed [M]. Berlin: Springer
Wang XL (王勋陵), Wang J (王静), 1989. *Plant Morphological Structure and the Environment* [M]. Lanzhou: Lanzhou University Press, 99—110, 154—165
Wheeler JK, Sperry JS, Hacke UG *et al.*, 2005. Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselled plants: a basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport [J]. *Plant*, *Cell & Environment*, **28**: 800—812
Zweypfenning RCVJ, 1978. A hypothesis on the function of vestured pits [J]. *International Association of Wood Anatmists Bulletin*, **1**: 13—15
Zwieniecki MA, Holbrook NM, 2009. Confronting Maxwell's demon: biophysics of xylem embolism repair [J]. *Trends in Plant Science*, **14**: 530—534

图 版 说 明

图版 I 白骨壤次生木质部的形态解剖特征

LM：光学显微镜 Light microscope；SEM：扫描电子显微镜 Scanning electron microscope；LSCM：激光共聚焦显微镜 Laser scanning confocal microscope

A. 横切面 (LSCM)，示侵填体和内含韧皮部；B. 横切面 (LM)，示径列复管孔；C. 离析材料 (SEM)，示导管分子具长尾尖；D. 离析材料 (SEM)，示导管分子；E. 离析材料 (SEM)，示导管次生壁不均匀增厚；F. 弦切面 (TEM)，示导管内壁不均匀增厚；G. 径切面 (SEM)，示纹孔口沟和纹孔口连接沟；H. 径切面 (SEM)，示纹孔口沟和纹孔口连接沟，纹孔口沟和纹孔口可观察到丝状附物；I. 径切面 (SEM)，示螺旋增厚；J. 径切面 (SEM)，示导管内壁具絮状连接的附物，内纹孔口具丝状附物，形成附物纹孔；K. 径切面 (SEM)，导管内壁具絮状连接的附物；L. 径切面 (SEM)，示导管内壁具点状或棒状附物；M. 弦切面 (TEM)，示管间具缘纹孔膜致密没有孔隙；N. 径切面 (SEM)，示致密缘纹孔膜下的纹孔近对列式，纹孔室壁具点状附物；O. 弦切面 (SEM)，示管间纹孔外纹孔口具唇状附物，纹孔室浅，具点状、团状附物；P. 弦切面 (SEM)，示外纹孔口具点状附物；Q. 径切面 (SEM)，示射线薄壁细胞和轴向薄壁细胞；R. 横切面 (SEM)，示射线薄壁细胞内的晶体；S. 径切面 (SEM)，示射线穿孔细胞；T. 径切面 (SEM)，示纤维内壁偶见丝状附物

Explanation of plate

Plate I The morphological characters of secondray xylem in *A. marina*
A. Transverse section showing grwoth ring and included phloem (LSCM); B. Transverse section showing vessels in radial multiple (LM); C. Macerated vessel element with a long tail tip (SEM); D. Macerated vessel element with short tail tips; E. Macerated vessel element with the uneven thickening on vessel wall (SEM); F. Tangential section showing uneven thickening in inner vessel wall (SEM); G. Radial section showing grooves and grooves interconnecting pit apertures (SEM); H. Radial section showing grooves and grooves interconnecting pit apertures, some of them with silk-like vestures (SEM); I. Radial section showing helical thickenings on vesse wall (SEM); J. Radial section showing interweaving silk-like vestures on the vessel wall. Vestured pits developed in that silk-like vestures can be observed in inner pit apertures (SEM); K. Radial section showing interweaving silk-like vestures on the vessel wall (SEM); L. Radial

section showing dot-like or rod-like vestures in the lumen side of the vessels (SEM); M. Tangential section showing non-porous pit membrane (SEM); N. Radial section showing nearly opposite pitting, and dot-like vestures on pit chamber (SEM); O. Tangential section showing lip-like vestures in the outer pit apertures and dot-like or mass-like vestures on pit chamber (SEM); P. Tangential section showing dot-like vestures in outer pit apertures (SEM); Q. Radial section showing starch grains in the ray cells and axial parenchyma cell (SEM); R. Transverse section showing crystals in the ray cells (SEM); S. Radial section showing perforated ray cell (SEM); T. Radial section shows silk-like vestures can be observed in the lumen side of the fiber wall occasionally (SEM)

辛桂亮等：图版 I　　XIN Gui-liang *et al*.: Plate Ⅰ

